Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 15. Dezember 1971 Nr. 232

Insektenfossilien aus der unteren Kreide

III. Empidiformia („Microphorinae") aus der unteren Kreide und aus dem Baltischen Bernstein; ein Vertreter der Cyclorrhapha aus der unteren Kreide

Von Willi Hennig, Stuttgart

Mit 33 Abbildungen

1. Einleitung

Vor kurzem konnte ich aus dem fossilen Harz der unteren Kreide (Neokom; siehe Schlee & Dietrich 1970, Schlee 1970) eine Empidide beschreiben (Hennig 1970: *Trichinites cretaceus*), die nach ihren Merkmalen nicht mehr in die Stammgruppe der Empididae oder Empidiformia gehören kann. In der angeführten Arbeit habe ich die Annahme zu begründen versucht, daß man bei den Empididae 2 monophyletische Schwestergruppen unterscheiden kann, für die ich die Bezeichnungen Ocydromioinea und Empidoinea gebraucht habe. Das ist zunächst eine Arbeitshypothese, die durch eingehende morphologische Untersuchungen verifiziert oder modifiziert werden muß. In Abb. 1 sind die Merkmale angegeben, die nach unseren derzeitigen Kenntnissen für die Richtigkeit der Hypothese sprechen.

Für die früher aus der unteren Kreide beschriebene Art (*Trichinites cretaceus*) konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß sie zu den Ocydromioinea und hier wieder zu einer engeren monophyletischen Teilgruppe, den Ocydromioinea s. str., gehört. Als Schwestergruppe dieser Ocydromioinea s. str. sind die Microphorinae (bzw. vielleicht Microphorinae + Dolichopodidae; siehe dazu unten) anzusehen. Auch für diese Annahme sind die zur Zeit vorliegenden Gründe in Abb. 1 eingetragen. Leider ist eine sichere Beurteilung der Atelestinae bis jetzt nicht möglich. Die Deutung der Fossilien wird dadurch aber nur wenig beeinträchtigt. Lediglich die Frage nach dem Alter der Atelestinae bleibt daher zur Zeit unbeantwortbar. Sehr viel wichtiger ist die zur Zeit ebenfalls noch nicht sicher beantwortete Frage nach den Verwandtschaftsbeziehungen der Dolichopodidae. Sie muß deshalb genauer untersucht werden (S. 13).

Da *Trichinites cretaceus* zwar mit Sicherheit zu den Empididae gehört, zahlreiche Vertreter dieser Familie von ihr aber nicht „abgeleitet" werden können, ergibt sich der zwingende Schluß, daß es außer *Trichinites* in der unteren Kreide auch noch andere Empididae mit ursprünglicheren Merkmalen gegeben haben muß; und wenn die zwischen den ältesten monophyletischen Teilgruppen der Familie bestehenden Verwandtschaftsbeziehungen in Abb. 1 wenigstens annähernd richtig dargestellt sind, muß man schließen, daß es in der untersten Kreide außer den Vertretern der Ocy-

dromioinea (*Trichinites cretaceus* und sicher andere, unbekannte Arten) auch bereits Vertreter mindestens der Microphorinae (bzw. Microphorinae + Dolichopodidae) und der Empidoinea gegeben haben muß. Für die Microphorinae (bzw. Microphorinae + Dolichopodidae) wird der Schluß durch den Fund einer neuen Art bestätigt, die weiter unten unter dem Namen *Microphorites extinctus* beschrieben ist.

Außer meinen Mitarbeitern Dr. D. SCHLEE, Frau H.-B. SCHLEE und Frau U. SPAHR bin ich vor allem Herrn Dr. habil. G. MORGE, Eberswalde, zu Dank verpflichtet. Ohne die Großzügigkeit, mit der er mir rezentes Vergleichsmaterial aus der Sammlung des Deutschen Entomologischen Instituts zur Verfügung stellte, hätte ich die vorliegende Untersuchung nicht mit der für die sichere Deutung der Fossilien notwendigen Sorgfalt durchführen können.

2. Die systematische Gliederung der Microphorinae (ohne Berücksichtigung der Dolichopodidae)

An der Zugehörigkeit des unten beschriebenen Fossilfundes (*Microphorites extinctus*) zu den Microphorinae kann es keinen Zweifel geben, mindestens dann nicht, wenn die Dolichopodidae zunächst außer Betracht bleiben. Zwar sind die wichtigsten konstitutiven Merkmale der Unterfamiliengruppe Ocydromioinea, der Bau der Mundwerkzeuge und des männlichen Kopulationsapparates, bei der fossilen Art nicht nachzuweisen. Die Merkmale des Flügelgeäders genügen aber, um die Möglichkeit ihrer Zugehörigkeit zu einer anderen Teilgruppe der Empididae mit Sicherheit auszuschließen. Zu prüfen ist lediglich die Frage, ob die fossile Art nicht bereits in eine Teilgruppe der Microphorinae gehören könnte. Mindestens im Vorhandensein einer deutlichen Analader sind einige rezente Arten ursprünglicher als das Fossil aus der

---

Abb. 1: Graphische Darstellung einer Arbeitshypothese über die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Gruppe Empidiformia und die phylogenetisch-systematische Stellung der ältesten Fossilien. Von den Fossilien aus dem Baltischen Bernstein ist nur *Microphorus rusticus* (siehe S. 20) eingezeichnet.

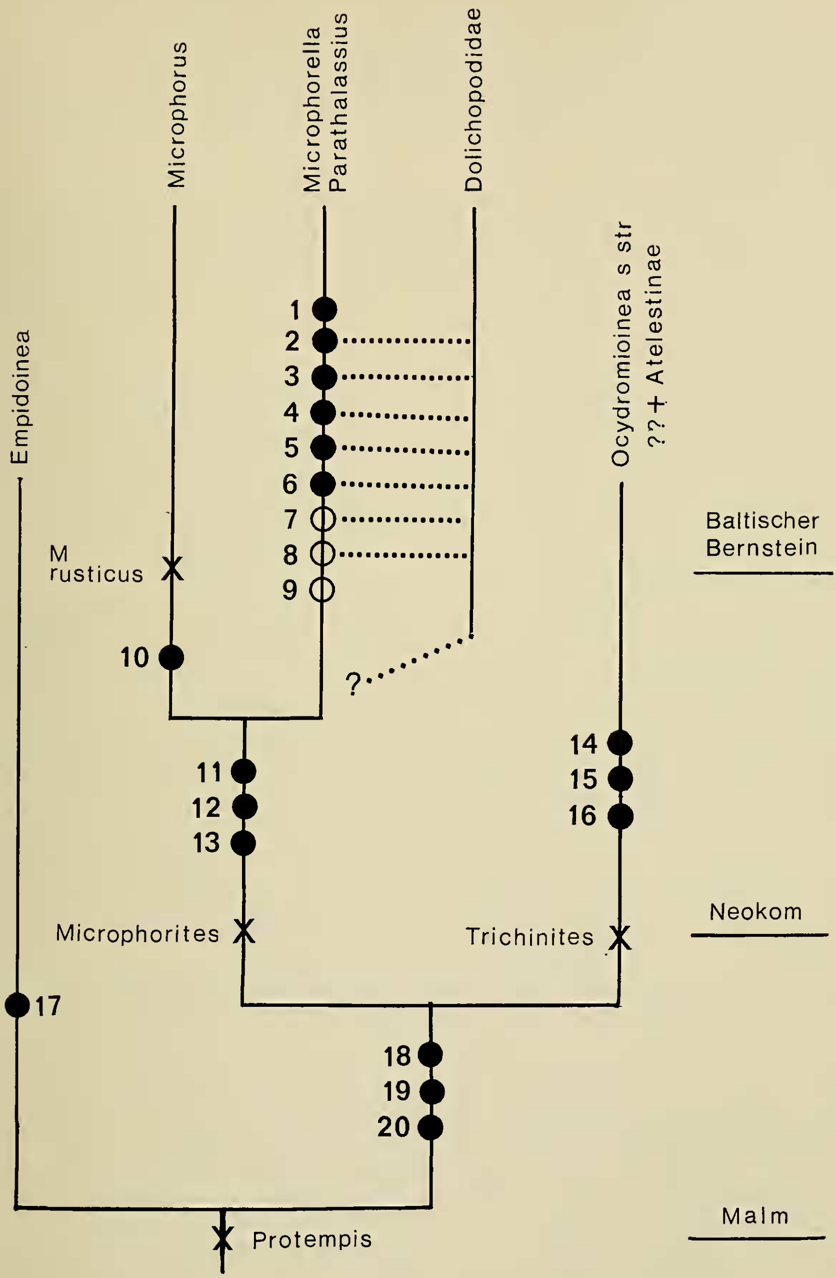
Der zeitliche Abstand zwischen Malm (oberer Jura) und Neokom (untere Kreide) ist nicht maßstabgerecht eingezeichnet.

Die zur Begründung der Monophylie der Gruppe *Microphorella-Parathalassius* eingezeichneten Merkmale 1—9 (7—9 unsicher) sind auf S. 4—9 ausführlich besprochen. Die konstitutiven Merkmale der übrigen Gruppen (Erörterung bei HENNIG 1970) sind nur angedeutet.

Es bedeuten:

10: Form der Analzelle (siehe dazu S. 10)
11: Analader verkürzt, sie erreicht den Flügelrand nicht.
12: Analzelle und hintere Basalzelle verkürzt
13: Männliches Postabdomen nach rechts gedreht
14: Costa am Hinterrande des Flügels reduziert
15: Subcosta vor Erreichen des Flügelrandes verblaßt (verkürzt)
16: Tibialdrüse bei rezenten Ocydromioinea s. str. (nicht bei Atelestinae). Lacinia reduziert (nicht bei Atelestinae).
17: „Parameren" fehlen (?)
18: Paraclypealphragmata mit dem Cibarialsklerit fest vereinigt
19: r_4 reduziert (r_{4+5} nicht gegabelt)
20: Freie „Gonopoden" fehlen

Die von den Merkmalen 2—8 der *Microphorella-Parathalassius*-Gruppe zu den Dolichopodidae führenden punktierten Linien sollen andeuten, daß hier vielleicht synapomorphe Übereinstimmungen vorliegen. Ihre genaue Untersuchung bei den Dolichopodidae wäre zur Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gruppe besonders wichtig.


Empidoinea
Microphorus
Microphorella
Parathalassius
Dolichopodidae
Ocydromioinea s str
?? + Atelestinae
1
2
3
4
5
6
7
8
9
M
rusticus
10
?
Baltischer
Bernstein
11
12
13
14
15
16
Microphorites
Trichinites
Neokom
17
18
19
20
Protempis
Malm

unteren Kreide. Von ihm können diese rezenten Arten also nicht „abgeleitet" werden, und dasselbe gilt für die Dolichopodidae. Diese Feststellung besagt aber noch nichts über die Verwandtschaftsbeziehungen des Fossils.

In der Gegenwart sind die Microphorinae nur mit 36 beschriebenen Arten vertreten, die sich auf die Gattungen *Microphorus* (einschließlich *Schistostoma*: 24 Arten, davon 16 nearktisch, 8 paläarktisch), *Microphorella* (8 Arten, davon 1 in Australien, 5 nearktisch, 2 paläarktisch) und *Parathalassius* (4 Arten, davon 3 nearktisch, 1 paläarktisch) verteilen.

Versucht man, zunächst, das Fossil aus der unteren Kreide mit der für die rezenten Gattungen vorliegenden Tabellen zu bestimmen, dann kommt man nach Engel (1938—1956) auf die Gattung *Microphorella*, während die Tabelle von Melander (1927) keine sichere Entscheidung zuläßt. Die Übereinstimmung mit der rezenten Gattung *Microphorella* besteht vor allem in der starken Abrundung des Anallappens im Flügel.

Genauere Untersuchung der Merkmale zeigt indessen, daß *Microphorites extinctus* weder mit *Microphorella* noch mit einer der beiden anderen Gattungen der Microphorinae näher verwandt sein kann. Um diese Feststellung zu begründen, müssen zunächst die Verwandtschaftsbeziehungen der rezenten Gattungen untersucht werden. Die Dolichopodidae können dabei außer Betracht bleiben. Später muß dann allerdings die Frage gestellt werden, inwieweit die Berücksichtigung dieser Familie das gewonnene Bild modifizieren müßte.

Melander (1927) vertrat die Ansicht, daß von den 3 rezenten Gattungen *Microphorus*, *Microphorella* und *Parathalassius* *Microphorella* „is much more closely related to *Parathalassius*". Es ist aber nicht klar, ob der Ausdruck „related" sich tatsächlich auf die phylogenetische Verwandtschaft beziehen soll, und auf jeden Fall hat Melander die Übereinstimmungen zwischen den Gattungen *Microphorella* und *Parathalassius* nicht daraufhin untersucht, zu welcher Kategorie (Symplesiomorphie, Konvergenz oder Synapomorphie) sie gehören.

Genauere Analyse zeigt, daß die beiden Gattungen tatsächlich in mehreren eindeutig abgeleiteten (apomorphen) Merkmalen miteinander übereinstimmen (Abb. 1):

1. Arista 1-gliedrig, Basalglied reduziert (oder mit dem Distalglied verschmolzen) (Abb. 6)

Bei *Microphorus* ist die Arista 2-gliedrig, so wie es dem Grundplan der Empidiformia entspricht (Abb. 4, 5).

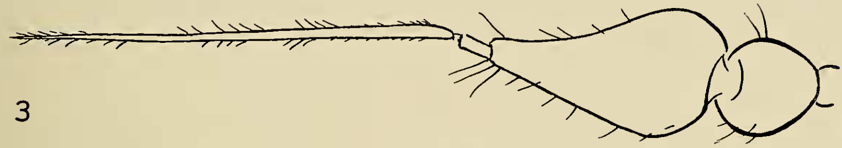
Bisher ist dieses Merkmal in der Literatur noch nicht beachtet worden. Ich habe eine 1-gliedrige Arista bei *Parathalassius blasigii* Mik (mikroskopisches Präparat), *P. aldrichi* Melander (Trockenmaterial), *Microphorella iota* Colless und *M. praecox* Loew (beide Arten: Trockenmaterial) gefunden. Auch die Abbildungen von Colless (1963; *Microphorella iota*: eindeutig) und Engel (1938—1956; *Microphorella beckeri* Strobl: weniger eindeutig) zeigen die Arista 1-gliedrig.

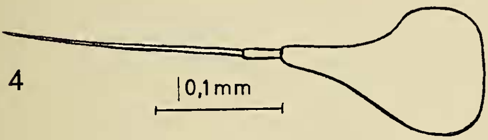
2. Clypeus der Praefrons fest und unbeweglich angegliedert, nasenartig vorspringend (Abb. 9, 10, 12)

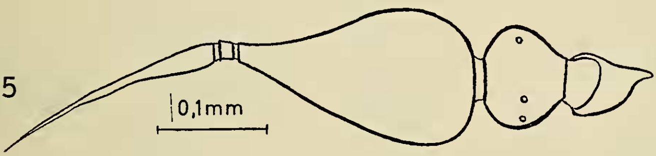
Bei *Microphorus* ist der Clypeus durch eine ziemlich breite membranöse Zone vom Vorderrande der Praefrons getrennt (Abb. 7, 8). Nur in der Mittellinie sind Frons und Clypeus durch eine schmale, schwach sklerotisierte Brücke miteinander verbunden.

Dieses Merkmal hängt offenbar eng mit den beiden folgenden zusammen (siehe die Erörterungen unter 4). In der Literatur wird es im allgemeinen nicht erwähnt. Melander (1927) gibt aber bei *Microphorus* (im Gegensatz zu *Microphorella* und *Parathalassius*) an: „face more or less excised at the oral margin". Der Eindruck des ausgeschnittenen „Mundrandes" wird dadurch hervorgerufen, daß

2


3


4


5


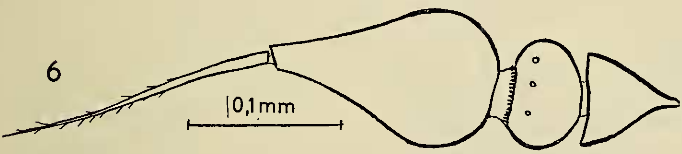
6


Abb. 2—3: Antennen von *Microphorites extinctus* n. sp. (Neokom) von oben (dorsal: 2) und von der Seite (3) gesehen. Das 3. Fühlerglied erscheint in der Seitenansicht (Abb. 3) perspektivisch verkürzt. Maßstab in beiden Abbildungen identisch.

Abb. 4—6: Antennen von *Microphorus rusticus* Meunier (4: Baltischer Bernstein, ♀ ohne Nummer; Basalglieder nicht gezeichnet), *Microphorus truncatus* Loew (5: rezent) und *Parathalassius blasigii* Mik (6: rezent). Sämtliche gezeichneten Tiere sind Weibchen.

bei *Microphorus* der Clypeus bei eingezogenem Rüssel mehr oder weniger tief in die Praeoralhöhle eingeklappt ist, wobei die eben beschriebene schwach sklerotisierte Brückenverbindung zur Frons als Drehgelenk dient (Abb. 11). Dadurch erscheint bei Tieren mit eingezogenem Rüssel der Vorderrand der Praefrons als (mehr oder weniger tief ausgeschnittener) Rand der „Mundhöhle". Bei *Microphorella* und *Parathalassius*, bei denen der Clypeus nicht eingeklappt werden kann, bildet sein Vorderrand die (infolgedessen nicht ausgeschnitten erscheinende) Begrenzung der „Mundhöhle" (Abb. 12).

3. Lacinien der Maxillen fehlen (reduziert)

Bei *Microphorus* (4 Arten nach Krystoph 1961; *„Schistostoma" truncatum* Loew nach eigener Untersuchung) sind die Lacinien dagegen erhalten und wohl ausgebildet (Abb. 7).

Das Fehlen der Maxillen wurde von Krystoph bei *Microphorella praecox* und von mir bei *Parathalassius blasigii* (Abb. 9) festgestellt. Angaben über andere Arten fehlen leider bis jetzt.

4. Feste Verbindung zwischen den Paraphysen des Labiums und den Stipites der Maxillen

Als „Paraphysen“ bezeichnet Krystoph mit Schiemenz 2 „sklerotisierte Stäbe“, die in die Vorderwand des Labiums (bzw. Praementums) eingebettet sind. Ihre proximalen Enden liegen bei Microphorus frei (Abb. 7). Bei *Microphorella* (*praecox*, nach Krystoph) und *Parathalassius* (*blasigii* nach eigenen Untersuchungen, Abb. 9) sind sie dagegen fest mit den Stipites („Maxillenresten“ nach Krystoph) verbunden.

Wahrscheinlich hängt dieses Merkmal eng mit der veränderten Bewegungsmechanik des Rüssels zusammen: Bei *Microphorus* dürften die Bewegungen des Haustellums (im Gelenk „2“) überwiegend passiv sein und automatisch durch die Drehung des Fulcrums um das Gelenk („1“) zwischen Clypeus und Praefrons erzwungen werden (Abb. 7, 11). Nach der festen Angliederung des Clypeus an die Praefrons dürfte bei den Gattungen *Microphorella* und *Parathalassius* eine Bewegung des Rüssels mit Hilfe der an den hinteren Hörnern des Cibarialsklerites (Pfeil in Abb. 7) angreifenden Muskeln

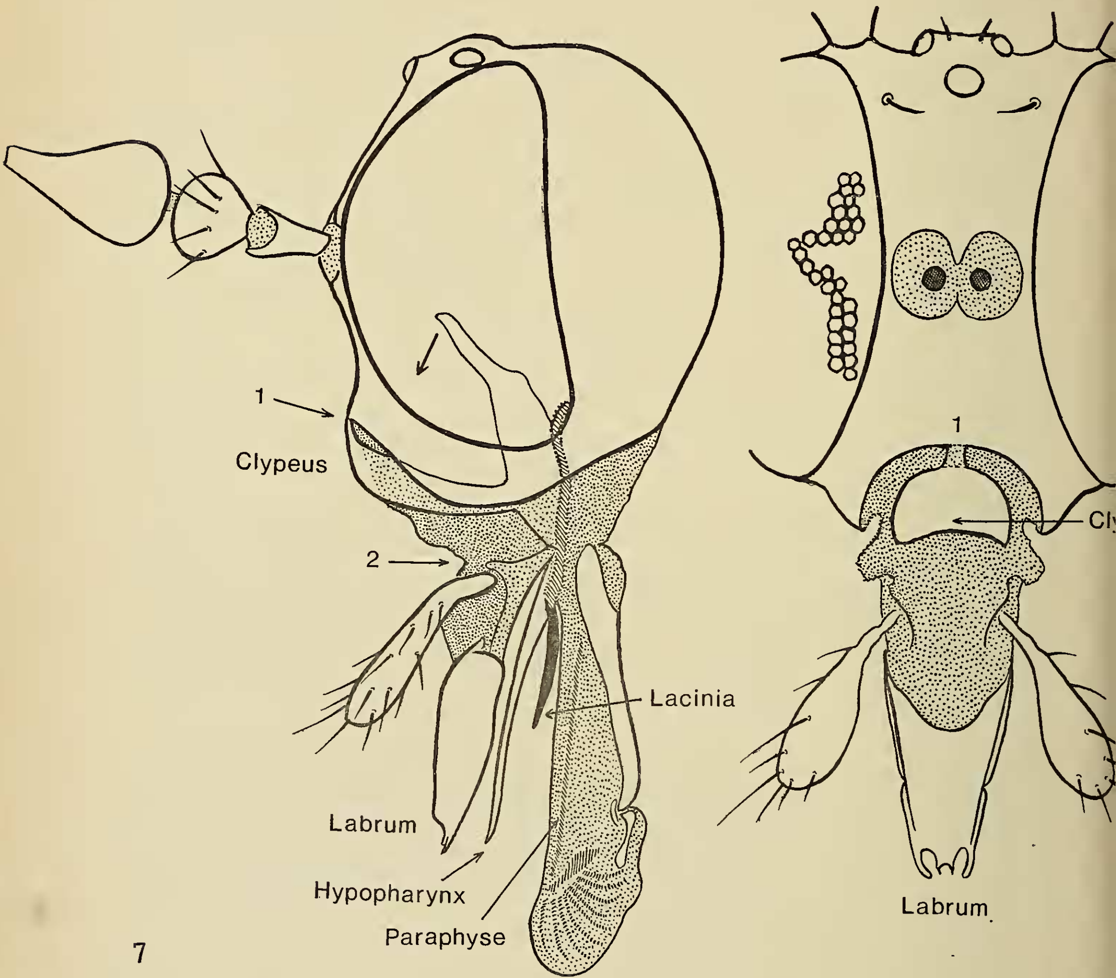


Abb. 7—8: Kopf (7: Seitenansicht, 8: Frontalansicht) des Weibchens von *Microphorus sycophantor* Melander (rezent). Pfeil: Zugrichtung der Muskulatur, 1 und 2: Gelenke, in denen der Rüssel beim Einbringen in die Ruhelage bewegt wird. Zum Vergleich mit Abb. 9—12.

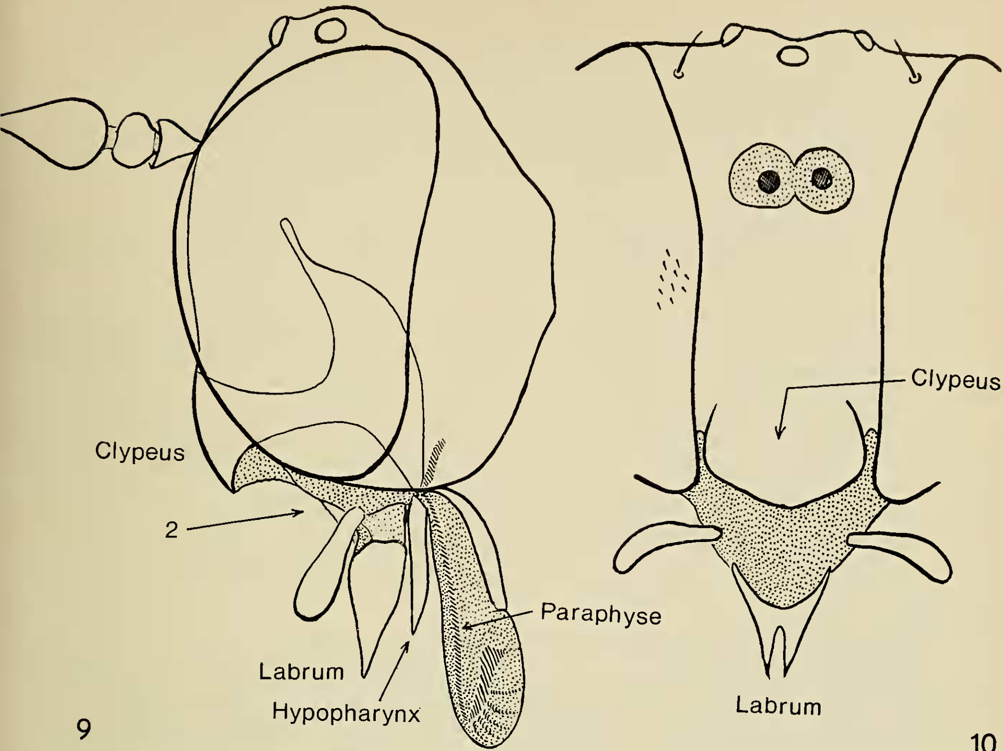


Abb. 9—10: Kopf (9: Seitenansicht, 10: Frontalansicht) des Weibchens von *Parathalassius blasigii* Mik. Vergleiche dazu auch Abb. 7—8 und 11—12.

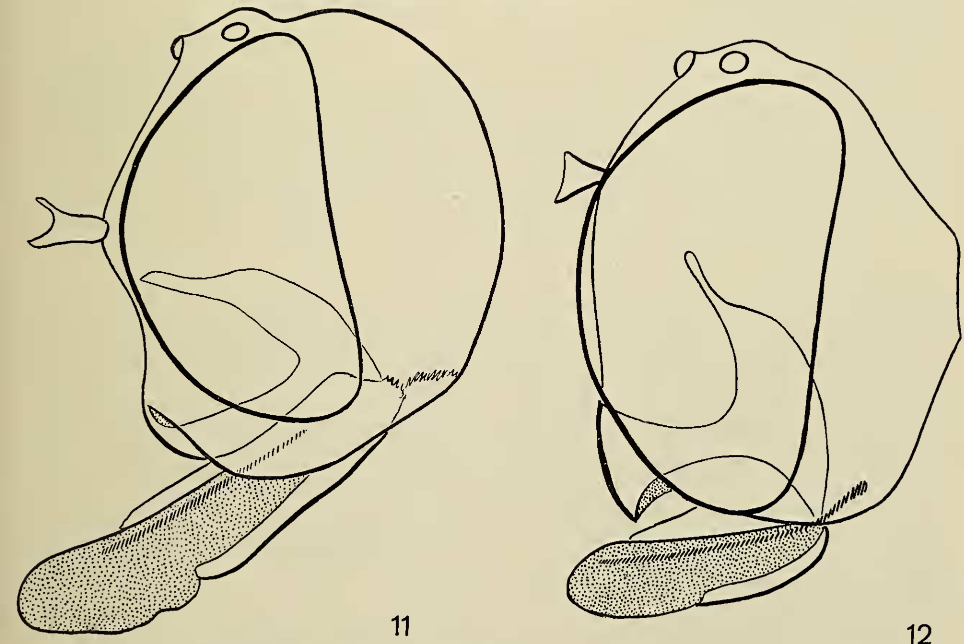


Abb. 11—12: Ruhelage des Rüssels bei *Microphorus* (11) und *Parathalassius* (12). Vgl. dazu Abb. 7 und 9.

unmöglich geworden sein, denn das gesamte Fulcrum (bestehend aus Clypeus, Paraclypealphragmata und Cibarialsklerit) ist ja ein starres, in sich unbewegliches Gebilde. Lediglich eine Bewegung des Haustellums (von der Ruhelage in die Funktionsstellung und zurück) ist möglich, und zwar in dem Gelenk („2") zwischen Fulcrum und Haustellum (Abb. 9, 12). Der Unbeweglichkeit des Fulcrums entspricht die weitgehende Rückbildung der Rostralmembran (zwischen Kopfkapsel und Haustellum). Man möchte annehmen, daß die Bewegungen des Haustellums durch Stipitalmuskeln bewerkstelligt werden, und daß die Übertragung auf das Haustellum durch die feste Verbindung zwischen Stipites und Paraphysen ermöglicht wird.

Hier muß zugestanden werden, daß diese Überlegungen und die Abbildungen 11, 12 notgedrungen stark hypothetisch sind, da wegen der Seltenheit des Materiales nur je ein Präparat zur Verfügung stand und eine Untersuchung der Muskulatur naturgemäß unmöglich war.

5. Verschiebung der Antennen nach oben

Auch MELANDER (1927) führt die Stellung der Antennen als Unterschied zwischen den Gattungen *Microphorus* („antennae inserted below the middle of the head") einerseits und *Microphorella-Parathalassius* („antennae inserted above the middle of the head) andererseits auf.

Obwohl die funktionelle Bedeutung der Antennenverschiebung bisher nicht deutlich erkennbar ist, darf man vermuten, daß sie eng mit der starken, durch die feste Angliederung des Clypeus an die Praefrons (Merkmal 2) erzielten Verlängerung des Untergesichtes zusammenhängt. Vielleicht wird der Eindruck einer Verschiebung der Antennen nach oben weniger durch eine tatsächliche Verschiebung hervorgerufen als durch eine Verlängerung der Komplexaugen nach unten, die durch die starre Verbindung zwischen Clypeus und Praefrons ermöglicht wurde (vgl. Abb. 9 mit Abb. 7).

Zwischen den Merkmalen 2—5 besteht jedenfalls ein mehr oder weniger offenkundiger funktioneller Zusammenhang.

6. Basalquerader des Flügels (tb) unvollständig (Abb. 14—16)

Außer den 5 angeführten Merkmalen gibt es noch einige andere, in denen die Gattungen *Microphorella* und *Parathalassius* übereinstimmen, und in denen beide von *Microphorus* abweichen. Bei diesen Merkmalen ist jedoch nicht ganz sicher, welche Ausprägungsform als ursprünglich (plesiomorph) und welche als abgeleitet (apomorph) zu deuten ist:

(7). Dichoptische Kopfbildung der Männchen

Die Männchen der Gattung *Microphorus* sind holoptisch. Ein solcher Sexualdimorphismus (♂ holoptisch, ♀ dichoptisch) kommt bei den Dipteren im allgemeinen bei denjenigen Arten vor, deren Männchen Schwärme bilden. Bei diesen Arten hat der Flügel auch oft die charakteristische, durch die starke Entwicklung des Anal- (Axillar-)lappens hervorgerufene Dreiecksform, die auch für *Microphorus* charakteristisch ist. Nach DOWNES (1969) und MCALPINE & MUNROE (1968) dürfte die Schwarmbildung der Männchen meist am Anfang der Entwicklung der Paarungsgewohnheiten bei den Dipteren gestanden haben. Fehlen der Schwarmbildung und Kopulation am Boden wären dann abgeleitete Merkmale, deren Entstehung den Verlust der holoptischen Kopfbildung bei den Männchen und die Reduktion des Analwinkels im Flügel nach sich gezogen hätten.

Mindestens die dichoptische Kopfbildung der Männchen könnte dann ebenfalls als abgeleitetes Merkmal der Gattungen *Microphorella* und *Parathalassius* angesehen werden.

Bis jetzt ist aber nicht sicher, ob Schwarmbildung und holoptische Kopfbildung nicht auch sekundär entstehen können. Gewisse Überlegungen, zu denen die Simuliidae anregen, könnten für diese Möglichkeit sprechen. Der Anallappen des Flügels ist bei der (im männlichen Geschlecht dichoptischen) Gattung *Parathalassius* kaum schwächer entwickelt als bei manchen *Microphorus*-Arten, und es ist auffällig, daß bei dieser Gattung die Analzelle und die Analader vielleicht in der ursprünglichsten Form vorhanden sind, die wir bei den Microphorinae kennen (siehe dazu unten).

Über Schwarmbildungen bei den Microphorinae liegen kaum Angaben vor. COLLIN (1961) beobachtete „that, at least sometimes, *Microphorus crassipes* hovers in small swarms at the end of overhanging branches of hedges or trees". Über die Gattungen *Microphorella* und *Parathalassius* liegen anscheinend überhaupt keine Beobachtungen vor.

(8). Behaarung der Augen

Auch MELANDER (1927) führt dieses Merkmal zur Unterscheidung der Gattung *Microphorus* („eyes bare") von *Microphorella* und *Parathalassius* („eyes pubescent") an. Nach seiner Bestimmungs-

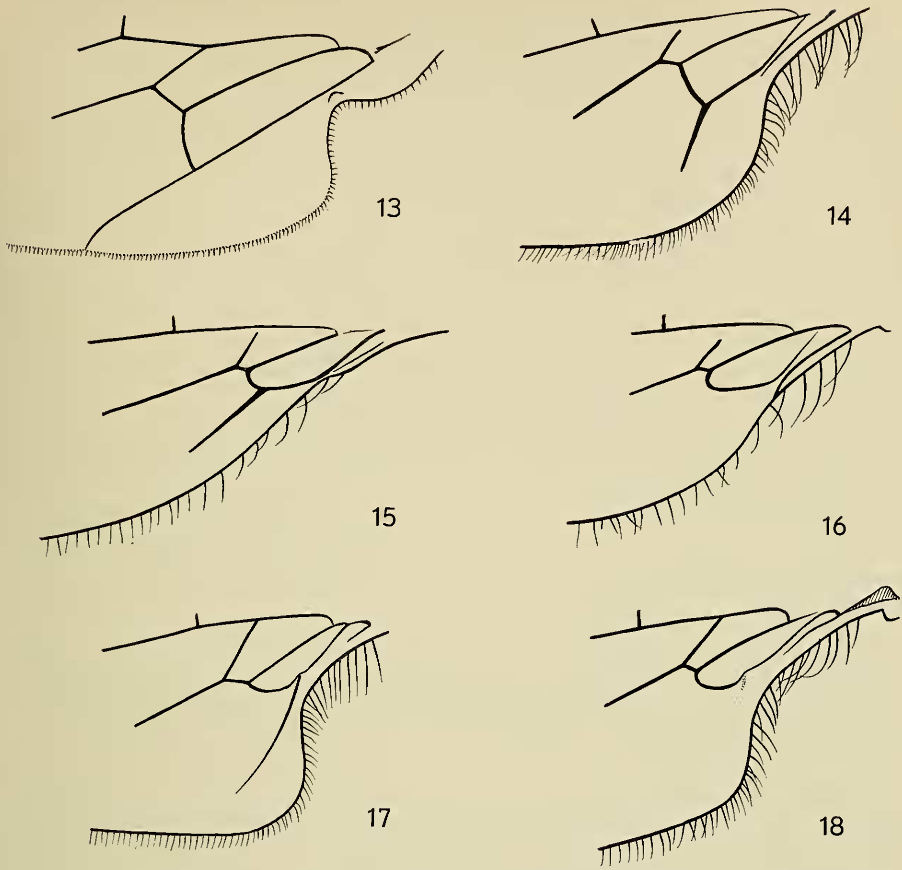


Abb. 13—18: Analzellenregion des Flügels von *Trichinites cretaceus* Hennig (13: Neokom), *Parathalassius blasigii* Mik (14: rezent), *Microphorella iota* Colless (15: rezent), *Microphorella praecox* Loew (16: rezent), *Microphorus rusticus* Meunier (17: Baltischer Bernstein) und *Microphorus sycophantor* Melander (18: rezent).

tabelle könnte es allerdings scheinen, als hätten bei der Gattung *Microphorus* nur die Männchen nackte Augen. In der Beschreibung der Gattung *Microphorus* schränkt er aber die Angabe „eyes bare" nicht auf eines der beiden Geschlechter ein, und ich habe mich selbst davon überzeugt, daß auch bei den Weibchen von *Microphorus sycophantor* Melander und *M. (Schistostoma) truncatus* Loew keine Spur von Augenbehaarung vorhanden ist. Bis jetzt ist ganz unsicher, ob nackte oder behaarte Augen als abgeleitetes Merkmal anzusehen sind. Es scheint aber, daß behaarte Augen bei der gesamten Gruppe Ocydromioinea auf die Gattungen *Microphorella* und *Parathalassius* beschränkt sind. und das würde für die Apomorphie dieses Merkmals sprechen.

(9). Zweispitzigkeit des Labrums

Krystoph (1961) wies schon darauf hin, daß bei *Microphorus* das Labrum in 4, bei *Microphorella* (*praecox*) dagegen nur in 2 Spitzen endet. Ich habe mich davon überzeugt, daß *Parathalassius* in diesem Merkmal mit *Microphorella* übereinstimmt (Abb. 10), während bei *Microphorus* (*Schistostoma*) *truncatus* 4 Spitzen vorhanden sind wie bei den von Krystoph untersuchten *Microphorus*-Arten.

Die Deutung dieses Merkmalspaares ist bisher völlig undurchsichtig.

Nach den Angaben MELANDERS könnte es scheinen, als bestünde zwischen *Microphorus* und *Microphorella-Parathalassius* ein weiterer wichtiger Unterschied; denn er führt als Merkmal für die beiden zuletzt genannten Gattungen noch an: „antennae inserted above the middle of the head, t h e b a s a l t w o j o i n t s f u s e d" (von mir gesperrt). In Wirklichkeit sind bei allen Gattungen der Microphorinae die beiden basalen Antennenglieder deutlich getrennt; nicht einmal die Vorstufe einer Verschmelzung ist bei irgendeiner Gattung zu erkennen.

Auch wenn man zugibt, daß von den 9 Merkmalen, in denen die Gattungen *Microphorella* und *Parathalassius* übereinstimmen, 3 (Merkmal 7—9) nicht in eine der entscheidenden Kategorien (Symplesiomorphie, Konvergenz, Synapomorphie) eingeordnet werden können, bleiben immer noch 6 Merkmale, bei denen die Wahrscheinlichkeit (Merkmal 2, 4, 5) bzw. Sicherheit (Merkmal 1, 3, 6) besteht, daß Symplesiomorphie ausgeschlossen werden muß. Da bei keinem dieser Merkmale Gründe angegeben werden können, die für seine konvergente Entstehung bei den Microphorinae sprechen, muß nach dem heuristischen Prinzip, daß Konvergenz nur dann angenommen werden darf, wenn Gründe dafür angegeben werden können, für alle 6 Merkmale bis zum Beweis des Gegenteils Synapomorphie angenommen werden. Die Annahme, daß die beiden Gattungen *Microphorella* und *Parathalassius* innerhalb der Unterfamilie Microphorinae zusammen eine engere monophyletische Gruppe bilden, ist daher gut begründet.

Viel schwerer läßt sich nachweisen, daß auch die Gattung *Microphorus* als monophyletische Gruppe und damit als Schwestergruppe von *Microphorella-Parathalassius* (wenn wir die Dolichopodidae zunächst außer Betracht lassen), anzusehen ist.

Die einzige Begründung, die bis jetzt dafür gegeben werden kann, liegt in der Ausbildung der Analzelle: Deren „Abschlußquerader" (cu_{1b}) ist stark konvex. Die Analader ($cu_{1b} + 1a$) scheint daher aus der unteren Begrenzung der Analzelle zu entspringen (Abb. 17, 18). Die starke Rückläufigkeit der „Analquerader" ist wohl der Hauptgrund, der früher (noch bei ENGEL 1938—1956 und MELANDER 1965) zur Einordnung der Gattungsgruppe in die Unterfamilie Empidinae geführt hat. In der *Microphorella-Parathalassius*-Gruppe sind Analzelle und Analader bei der Gattung *Parathalassius* wohl am ursprünglichsten entwickelt (Abb. 14). Die Analader ($cu_{1b} + 1a$) ist unter den rezenten Arten wohl nur noch bei *Microphorella iota* Colless (Abb. 15) ähnlich entwickelt, bei allen anderen Arten dagegen bis auf geringe Spuren reduziert.

Beachtung, als diagnostisches Merkmal, hat von jeher auch die nahezu gerade verlaufende Anal-„Querader" (cu_{1b}) gefunden. MELANDER (1927) schreibt darüber: „Judged by the course of the anal crossvein this genus [*Parathalassius*] should be located in the Ocydromiinae, but as all the other characters clearly point to the *Microphorus* group it follows that the perpendicular crossvein has been independently developed in *Parathalassius*." Viel näher scheint mir die Annahme zu liegen, daß die relativ gerade verlaufende Anal-„Querader" der Gattung *Parathalassius* innerhalb der Unterfamilie *Microphorinae* ein relativ ursprüngliches Merkmal ist. Es ist interessant, daß sich *Microphorella iota* in diesem Merkmal nur wenig von *Parathalassius* unterscheidet, abgesehen davon, daß die Analzelle, bedingt durch die viel stärkere Abrundung des Anallappens, kleiner ist und zusammengedrückt erscheint.

Man muß sich von der Entwicklung der Analader und Analzelle bei den Ocydromioinea wahrscheinlich folgende Vorstellung machen:

Die ursprünglichsten Verhältnisse zeigt *Trichinites cretaceus* aus der unteren Kreide (Abb. 13). Bei einigen rezenten Vertretern der Ocydromioinea s. str. sind sie nur wenig verändert. Bei der Schwestergruppe der Ocydromioinea s. str. wurde die Analzelle stark verkleinert und die Analader verkürzt (Microphorinae, vielleicht mit Einschluß der Dolichopodidae; siehe unten). Bei der *Microphorella-Parathalassius*-Gruppe vollzog sich die weitere Verkleinerung der Analzelle ohne Formveränderung (Abb. 14—16). Die zunächst noch erhaltene Analader verschwand später (d. h. bei den meisten *Microphorella*-Arten) vollständig. Bei *Microphorus*, der mutmaßlichen Schwestergruppe von *Microphorella-Parathalassius* blieb die (verkürzte) Analader zunächst ebenfalls erhalten (Abb. 17). Die Anal-„Querader" aber wurde stark konvex und rückläufig. Dadurch wurde auch der „Ursprung" der komplexen Analader (cu_{1b} + 1 a) in Richtung nach der Flügelwurzel, auf die Unterseite der Analzelle, verlagert. Schließlich (bei rezenten *Microphorus*-Arten) wurde auch hier die Analader praktisch vollständig reduziert (Abb. 18). Nach dieser Vorstellung ist die Entwicklung der Analzelle und Analader bei den Microphorinae mit der Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen der Gattung *Microphorus* und der Gattungsgruppe *Microphorella-Parathalassius* gut verträglich. Wir hätten in der Form der Analzelle bzw. im Verlauf der Anal-„Querader" ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Gattung *Microphorus*.

Wahrscheinlich werden genauere Untersuchungen noch andere Merkmale zu Tage fördern, mit deren Hilfe sich die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen *Microphorus* und *Microphorella-Parathalassius* stützen läßt.

Leider wurde der männliche Kopulationsapparat bisher nur bei *Microphorus* untersucht, und auch hier nur die Skelettmorphologie weniger Arten (Bährmann 1960).

Im weiblichen Legrohr gibt es zweifellos Unterschiede, die genauer analysiert zu werden verdienen. Bei einigen Arten scheinen die Cerci einfach fadenförmig und die Derivate des (gespaltenen) 9. Tergites unbedornt zu sein, während bei anderen die Cerci mehr hakenartig ausgebildet sind und die Hälften des 9. Tergites starke Dornen tragen (*Parathalassius*, aber auch verschiedene *Microphorus*-Arten und *Microphorella iota* Colless). Bis jetzt ist aber leider nicht bekannt, wie die Endsegmente des weiblichen Legrohres im Grundplan der Microphorinae ausgebildet sind, und in welcher Weise dieser Grundplan bei den einzelnen Gattungen und Arten weitergebildet wurde.

Bei künftigen Untersuchungen des Flügels sollte auch die Beborstung des proximalen Hinterrandes, besonders im Bereiche der Basiala (des Flügelstieles) stärkere Beachtung erfahren. Melander (1927) gibt nur für die Gattung *Microphorus* an: „a strong alular fringe". Dieser lange Haarsaum ist wahrscheinlich als funktioneller Ersatz der fehlenden oder kaum nennenswert ausgebildeten Alula anzusehen. Verlängerte Haare sind im Bereich des Flügelstieles aber auch bei anderen Gattungen der Microphorinae vorhanden (Abb. 14, 16), selbst bei *Microphorella iota* (Abb. 15, beschädigt), obwohl es nach der Abbildung bei Colless (1963) nicht so scheint. Bei *Microphorites extinctus* (Abb. 19) nimmt die Länge der Haare vom Hinterrand des Flügelstieles zur Flügelspreite nur ganz allmählich ab. *Trichinites cretaceus* (Abb. 13) besitzt am gesamten Hinterrande des Flügels, auch im Bereiche des Flügelstieles, nur ganz kurze Härchen.

3. Die systematische Stellung von *Microphorites*, ohne Berücksichtigung der Dolichopodidae

Die vorstehenden Erörterungen sollten die Voraussetzung für die Beantwortung der Frage schaffen, ob die fossile Art *Microphorites extinctus* aus der unteren Kreide mit einer der rezenten Gattungen oder Gattungsgruppen der Microphorinae näher verwandt sein dürfte als mit den anderen. Man darf jetzt feststellen, daß sich eine solche Annahme nicht begründen läßt: Die konstitutiven (abgeleiteten) Merkmale der *Microphorella-Parathalassius*-Gruppe sind bei der fossilen Art nicht vorhanden: Die Arista ist nicht 1-gliedrig (Merkmal 1 der Übersicht S. 4), sondern besitzt 2 deutliche Glieder. Die Merkmale der Mundwerkzeuge (Merkmal 2—4) können leider nicht untersucht werden. Wenn aber, wie angenommen wurde, die Verschiebung der Antennen nach oben (Merkmal 5) eine Folge der für die *Microphorella-Parathalassius*-Gruppe charakteristischen Umbildung der Mundwerkzeuge ist, dann muß man aus der Stellung der Fühler bei *Microphorites* schließen, daß hier diese Umbildungen der Mundwerkzeuge noch nicht erfolgt sind. Die Basalquerader des Flügels (Merkmal 6) ist im Gegensatz zur *Microphorella-Parathalassius*-Gruppe vollständig.

Von den in ihrer Deutung unsicheren Merkmalen 7—9 ist mindestens die Augenbehaarung (Merkmal 8) bei *Microphorites* nicht vorhanden. Die beiden anderen können an dem Fossil nicht untersucht werden (Merkmal 7 schon deshalb nicht, weil nur ein Weibchen vorliegt).

Die Übereinstimmung, die zwischen der fossilen Gattung *Microphorites* und den (bzw. einigen) rezenten *Microphorella*-Arten in der Form des Flügels (Reduktion des Anallappens) und in der Reduktion der Analader besteht, kann also keinesfalls als Synapomorphie gedeutet werden. Sie muß durch Konvergenz entstanden sein.

Für die Annahme, daß *Microphorites* mit der rezenten Gattung *Microphorus* näher verwandt sein könnte, lassen sich ebenfalls keinerlei Gründe beibringen. Wenn auch das Männchen von *Microphorites* bisher nicht bekannt ist, so spricht die starke Abrundung des Anallappens im Flügel doch dafür, daß es nicht ausgesprochen holoptisch war, wenn auch bei den Empididae im ganzen genommen zwischen der Größe der Augen und der Flügelform keine deutliche Korrelation zu bestehen scheint.

Läßt man die als Autapomorphien zu deutenden abgeleiteten Merkmale der Gattung *Microphorites* beiseite, weil sie für die Ermittlung von Verwandtschaftsbeziehungen ja ohne Bedeutung sind, dann bleiben für den Vergleich mit den rezenten Microphorinae nur relativ plesiomorphe Merkmale übrig (wie z. B. die Stellung der Antennen in der Mitte des Augenrandes und die vollständige Basalquerader des Flügels) oder solche, deren Deutung bisher unmöglich oder unsicher ist (z. B. das Fehlen der Augenbehaarung). *Microphorites* könnte demnach in die Stammgruppe der Microphorinae gehören, offenbar als Vertreter eines Seitenzweiges, von dem keine Nachkommen bis zur Gegenwart überlebt haben. Für die Annahme, daß die letzten gemeinsamen Vorfahren der rezenten Microphorinae bereits während oder vor der unteren Kreidezeit gelebt haben könnten oder daß es damals bereits unmittelbare Vorfahren der Gattung *Microphorus* einerseits und der *Microphorella-Parathalassius*-Gruppe andererseits gegeben hätte, liefert der Fund von *Microphorites* keine Gründe. Die Tragweite dieser Feststellung wird besonders deutlich, wenn wir auch die bis jetzt vernachlässigten Dolichopodidae in unsere Überlegungen einbeziehen.

4. Einige Bemerkungen über die Verwandtschaftsbeziehungen der Dolichopodidae, unter Berücksichtigung der fossilen Gattung *Microphorites*

An der Annahme, daß die Empididae und Dolichopodidae zusammen eine monophyletische Gruppe (Empidiformia) bilden, kann heute wohl nicht mehr gezweifelt werden. Alle Versuche, engere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Dolichopodidae und den Cyclorrhapha nachzuweisen, müssen als gescheitert gelten.

Unbeantwortet ist dagegen die Frage, ob zwischen den Empididae und Dolichopodidae ein Schwestergruppenverhältnis besteht, oder ob ein solches zwischen den Dolichopodidae und einer bestimmten monophyletischen Teilgruppe der Empididae anzunehmen ist. Die Empididae in ihrer gegenwärtigen Umgrenzung wären in diesem Falle als paraphyletische Gruppe zu bezeichnen, die als geschlossene Gruppe keinen Platz im phylogenetischen System zu beanspruchen hätte.

Als mögliche Schwestergruppen der Dolichopodidae sind meines Wissens bisher nur die Clinoceratinae (bzw. Hemerodromiinae-Clinoceratinae) und die Microphorinae in Betracht gezogen worden.

Einige Übereinstimmungen in zweifellos abgeleiteten Merkmalen zwischen *Clinocera* und den Dolichopodidae hat LAURENCE (1953) angeführt. Dazu wäre aber einerseits zu sagen, daß diese Merkmale auch bei der *Microphorella-Parathalassius*-Gruppe vorhanden sind (Reduktion der Lacinien, feste Verbindung zwischen den Stipites der Maxillen und den Paraphysen des Labiums) und andererseits, daß sie nicht bei allen Clinoceratinae vorkommen. Für die Möglichkeit einer engeren Verwandtschaft zwischen den Dolichopodidae und den Hemerodromiinae-Clinoceratinae hat sich auch BÄHRMANN ausgesprochen: „Sollte eine Herleitung der Dolichopodidae von einer Teilgruppe der Empididae wahrscheinlich gemacht werden können, kämen nach BÄHRMANN (1960) dafür eigentlich nur die Hemerodromiinae/Clinoceratinae in Frage, die COLLIN (1961) neuerdings in einer Unterfamilie zusammenfaßt" (BÄHRMANN 1966). Zu sagen wäre hierzu, daß BÄHRMANN den männlichen Kopulationsapparat, auf den er seine Annahme stützt, bei der Gattungsgruppe *Microphorella-Parathalassius* nicht untersucht hat.

Die Annahme möglicher Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Microphorinae und den Dolichopodidae hat meines Wissens zuerst COLLESS (1963) erwogen: „there does seem to be a strong suggestion that *Microphorella* and its allies represent an empidid stock from which the Dolichopodidae have evolved." COLLESS verwies besonders auf die Übereinstimmungen im Bau der Mundwerkzeuge, und in der Tat sind die Übereinstimmungen zwischen den Dolichopodidae und der *Microphorella-Parathalassius*-Gruppe in den Merkmalen 2—5 (Tabelle, S. 6—8) nach den Angaben von CREGAN (1941) und eigenen Stichprobenuntersuchungen zu urteilen so groß, daß die Abbildungen von *Parathalassius* (Abb. 9, 10) recht gut auch als Darstellung der bei den Dolichopodidae vorliegenden Verhältnisse dienen könnten. Übereinstimmung besteht, wie es scheint, auch in den Merkmalen 6—8. Auch die habituelle Ähnlichkeit, die freilich z. T. durch die angegebenen Merkmale bestimmt wird, ist manchmal beträchtlich. Über *Parathalassius blasigii* schrieb MIK: „Auf dem Sand der flachen Meeresküste in Gesellschaft mit dem Dolichopodiden *Epithalassius Sancti Marki* Mik, die sich derartig gleichen, daß selbst das kundige Auge auf den ersten Blick getäuscht wird."

Ich halte es für möglich, daß man auch in der Verdrehung des männlichen Postabdomens, die für alle Microphorinae charakteristisch zu sein scheint, abgesehen von

anderen, bisher nicht untersuchten Merkmalen, synapomorphe Übereinstimmung mit den Dolichopodidae finden könnte. Über das Abdomen von *Microphorus* schreibt Collin (1961): „seventh segment bent a little downwards and compressed, the eigth segment turned towards right so that the hypopygium lies on right-hand side of seventh segment." Bei den Dolichopodidae sind das 7. und die folgenden Abdominalsegmente ebenfalls modifiziert, und das Hypopygium liegt ebenfalls an der rechten Seite des 8. Segmentes: „Das 7. Segment ist zum asymmetrischen, mehr oder weniger langen „Schaft" modifiziert, der das 6. Abdominalsegment mit dem 8. Segment verbindet. Dieses liegt ebenfalls asymmetrisch, als meist rundliche, konvexe Deckschuppe der linksseitigen oder selten dorsalen Öffnung in der basalen Hälfte der Genitalkapsel auf, die sich vom 9. Segment ableitet . . ." (Buchmann 1961).

Im Flügelgeäder gibt es keine Merkmale, in denen die Dolichopodidae ursprünglicher wären als die (bzw. einige) Microphorinae. In einigen Flügelmerkmalen sind die Dolichopodidae stärker abgeleitet als alle bekannten Vertreter der Microphorinae (Fehlen der Costa am Hinterrande des Flügels, Einmündung der Subcosta in den Radius, Fehlen von m_2), aber ihr Flügel kann ohne Schwierigkeiten als Weiterbildung des Flügels in dieser Gruppe verstanden werden.

Ursprünglicher als die *Microphorella-Parathalassius*-Gruppe sind die Dolichopodidae in der Zweigliedrigkeit ihrer Arista. Zwischen beiden Gruppen kann daher allenfalls ein Schwestergruppenverhältnis bestehen.

Wenn sich der Verdacht bestätigen sollte, daß die Dolichopodidae als Schwestergruppe der Microphorinae oder gar der *Microphorella-Parathalassius*-Gruppe anzusehen sind, dann könnte die Einteilung der Empidiformia in die beiden Familien Empididae und Dolichopodidae nicht aufrecht erhalten werden. Das hat schon Colless (1963) ganz richtig erkannt. Es würde sich bei einer den tatsächlichen phylogenetischen Verwandschaftsbeziehungen entsprechenden Änderung des Systems freilich nicht bloß um eine „rigid application of formal principles" handeln, sondern um die korrekte und unmißverständliche Darstellung wissenschaftlicher Erkenntnisse. Welche weittragenden Fehlschlüsse sich ergeben können, wenn phylogenetische Erkenntnisse nicht in das System übertragen werden, eben weil man darin nur eine unnötig pedantische Anwendung formaler Prinzipien sehen zu müssen glaubte, dafür ließen sich aus der Literatur fast beliebig viele Beispiele anführen. Wenn ich selbst die Konsequenzen ebensowenig ziehe wie Colless, so liegt der Grund darin, daß es sich bei unseren Ansichten über die Verwandtschaftsbeziehungen der Dolichopodidae vorerst doch nur um eine, wenn auch aussichtsreiche, Arbeitshypothese handelt. Solange der Grundplan der Dolichopodidae nicht wesentlich klarer herausgearbeitet ist als bisher, und solange nicht gewisse Merkmale der Microphorinae sorgfältiger untersucht sind als bisher, können wir nicht von einer sicher begründeten Theorie über die Verwandtschaftsbeziehungen der Dolichopodidae sprechen.

Vor kurzem hat H. Ulrich (1971) im Thorax der Dolichopodidae mehrere apomorphe Grundplanmerkmale nachgewiesen. Es wäre nun von großer Bedeutung, zu prüfen, ob einige davon schon bei den Microphorinae oder bei der *Microphorella-Parathalassius*-Gruppe vorhanden sind.

Für das Bild, das wir uns von der phylogenetischen Entwicklung der Empidiformia, ihrer schrittweisen Aufspaltung und Entfaltung während bestimmter Perioden der Erdgeschichte machen müssen, und gegebenenfalls für den Versuch einer evolutions-

ökologischen Erklärung dieses Bildes, würde die endgültige Aufklärung der Verwandtschaftsbeziehungen der Dolichopodidae Wesentliches bedeuten:

Zu den auffälligsten Unterschieden zwischen dem Baltischen Bernstein und den fossilen Harzen aus der Kreidezeit gehört es, daß im Baltischen Bernstein Dolichopodidae zu den häufigsten Einschlüssen gehören, während Vertreter dieser Familie in der Kreidezeit (und in anderen mesozoischen Formationen) bisher noch niemals gefunden wurden. Angaben über Empididae, die im Baltischen Bernstein viel seltener sind als die Dolichopodidae, liegen dagegen wohl aus allen fossilen Harzen der Kreidezeit vor. Dieser Unterschied kann natürlich sehr verschiedene, schwer zu bestimmende Gründe haben. Wenn aber die Empididae ebenso eine monophyletische Gruppe wären wie die Dolichopodidae, dann müßte nach den bisherigen Fossilienfunden die Trennung dieser beiden Schwestergruppen auf einen Zeitpunkt vor der unteren Kreide zurückverlegt werden, und der Schluß wäre zwingend, daß uns nur deswegen keine fossilen Dolichopodidae aus dem Mesozoikum bekannt sind, weil sie bisher noch nicht gefunden worden sind.

Wären wir gezwungen, ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Ocydromioinea s. str. und den Microphorinae (ohne Dolichopodidae!) anzunehmen, dann hätten wir 2 Schwestergruppen mit einem Verhältnis der rezenten Artenzahlen von rund 40 : 2000 (oder mehr)[1]. Die Frage, warum die eine von beiden in der rezenten Fauna mit nur so wenigen Arten vertreten ist, stünde zur Debatte. Wenn sich dagegen die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Ocydromioinea s. str. und den Microphorinae + Dolichopodidae bestätigen sollte, dann hätten wir bei diesen beiden ein Verhältnis der Artenzahlen von rund 4000 : 2000[2]. Das ergäbe ein vollkommen anderes Bild vom relativen evolutorischen Erfolg der beiden ältesten Schwestergruppen innerhalb der Ocydromioinea! Innerhalb der Teilgruppe Microphorinae + Dolichopodidae müßten wir dann zwar auch Schwestergruppen mit einer sehr verschiedenen Anzahl rezenter Arten annehmen. Aber der Versuch einer Erklärung müßte dann nicht von einem Vergleich zwischen den Microphorinae und Ocydromiinae s. str., sondern zwischen den Microphorinae (bzw. der *Microphorella-Parathalassius*-Gruppe) und den Dolichopodidae ausgehen. Niemand wird annehmen können, daß der Erklärungsversuch in beiden Fällen gleichartig ausfallen würde.

5. Bemerkungen über die mögliche Lebensweise der fossilen Arten

Die Voraussetzungen für die Beantwortung der berechtigten Frage nach der wahrscheinlichen Lebensweise der im Neokom und im Baltischen Bernstein gefundenen „Microphorinae" sind nicht sehr günstig. Bisher ist auch über die Lebensweise der rezenten Empididae und Dolichopodidae recht wenig bekannt.

Einige Larven beider Familien wurden in feuchter Erde, Humus, unter faulenden Blättern und dergleichen gefunden. Das dürfte die ursprünglichste Lebensweise der Larven der Empidiformia sein. Auch die einzige bisher beschriebene Larve einer Microphorine (diejenige von *Microphorus anomalus* Meigen) wurde vor langer Zeit von Beling „in einem Buchenbestand unter der Laubdecke eines alten Fahrweges" gefunden (siehe Engel 1938—1956). Bei den Arten mit bedorntem Legrohr (ins-

[1] 40 Microphorinae: 2000 Ocydromioinea s. str.
[2] 4000 Microphorinae + Dolichopodidae: 2000 Ocydromioinea s. str.

besondere *Microphorus nigrescens* Becker) vermutet ENGEL nicht mit Unrecht, daß die „Eiablage im Sande erfolgen dürfte". Einige dieser Arten leben tatsächlich am flachen, sandigen Meeresstrande. Bei den fossilen Arten fehlen derartige Dornen am Legrohr. Es ist deshalb nicht unwahrscheinlich, daß diese Arten im feuchten Waldboden gelebt haben. Die Möglichkeit einer spezialisierteren Lebensweise (z. B. unter Baumrinde) läßt sich aber nicht ausschließen.

Die Imagines der Empidiformia leben räuberisch, meist von anderen Insekten. Soweit sie das nicht tun und ausschließlich Blüten besuchen, dürften sie zweifellos die räuberische Lebensweise aufgegeben haben. Von 2 *Microphorus*-Arten (*M. crassipes* Macquart in Europa: LAURENCE 1948 und *M. obscurus* Coquillett in Nordamerika: DOWNES & SMITH 1969) wurde beobachtet, daß die Weibchen Spinnennetze ausplünderten. Über die Vermutung hinaus, daß auch die beiden fossilen Arten räuberisch von anderen Insekten gelebt haben dürften, sind Schlüsse auf die Ernährungsweise nicht möglich.

Die starke Reduktion des Analwinkels im Flügel spricht nicht dafür, daß die Männchen von *Microphorites extinctus* (Neokom) Schwärme gebildet haben. Die Kopulation dürfte auf dem Boden stattgefunden haben. Bei *Microphorus rusticus* Meunier aus dem Baltischen Bernstein dagegen spricht die holoptische Kopfbildung des Männchens ebenso wie der stark entwickelte Analwinkel des Flügels dafür, daß die Männchen Schwärme gebildet haben, so wie das wenigstens von einer rezenten *Microphorus*-Art bekannt ist.

6. Beschreibung der fossilen Arten („Microphorinae") aus der unteren Kreide und aus dem Baltischen Bernstein

Ursprünglich war es meine Absicht, die Empididae aus dem Baltischen Bernstein in einer besonderen Arbeit zu revidieren. Die Aufgabe schien dringend, weil nicht wenige der von MEUNIER beschriebenen Arten nicht in die Gattung und manchmal nicht in die Unterfamilie gehören, in die sie MEUNIER und (z. T. von MEUNIER abweichend) MELANDER (1927) gestellt haben. Die Notwendigkeit zur bevorzugten Bearbeitung der wichtigeren Fossilien aus der unteren Kreide und die Überlegung, daß es nützlich sein dürfte, die Funde aus der unteren Kreide unmittelbar mit denen aus dem Baltischen Bernstein zu vergleichen, haben mich jedoch veranlaßt, alle fossilen Microphorinae hier zu beschreiben.

a) *Microphorites extinctus* **nov. gen., nova spec.** (Neokom) (Abb. 2, 3, 19—25).

Holotypus: 1 ♀ Untere Kreide (Neokom) des Libanon. Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Nr. 32/59.

Obwohl es im Grunde genommen sinnlos ist, bei einzelnen Fossilien zwischen Gattungs- und Artmerkmalen unterscheiden zu wollen, mögen die folgenden Angaben zur formalen Begründung der Gattung *Microphorites* dienen:

Abweichend von *Microphorus* ist der Analwinkel des Flügels stark abgerundet. Abweichend von *Microphorella* und *Parathalassius* stehen die Antennen etwa in der Mitte des vorderen Augenrandes, ist die Arista 2-gliedrig und die Basalquerader des Flügels vollständig; außerdem fehlt die Augenbehaarung.

Die übrigen Merkmale von *Microphorites extinctus* sind aus den Abbildungen zu entnehmen. Wenige Erklärungen dazu dürften genügen.

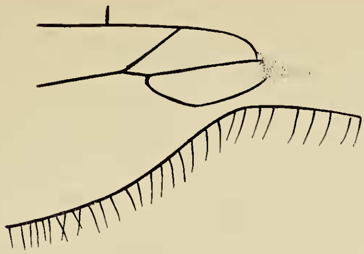


Abb. 19: Analzellenregion des Flügels von *Microphorites extinctus* n. sp. (Neokom).

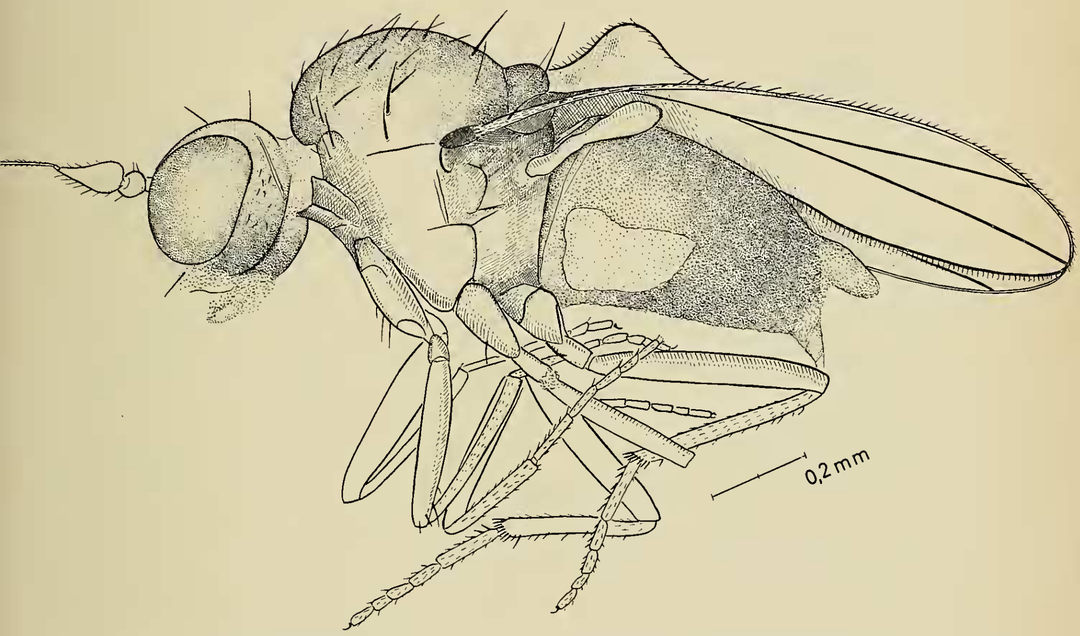


Abb. 20: Habitus des Weibchens (Holotypus) von *Microphorites extinctus* n. sp. (Neokom).

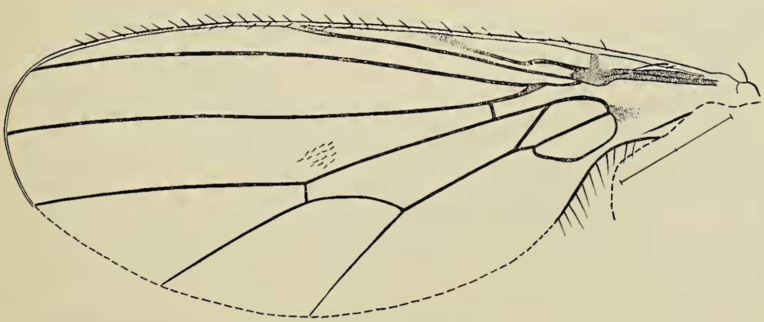
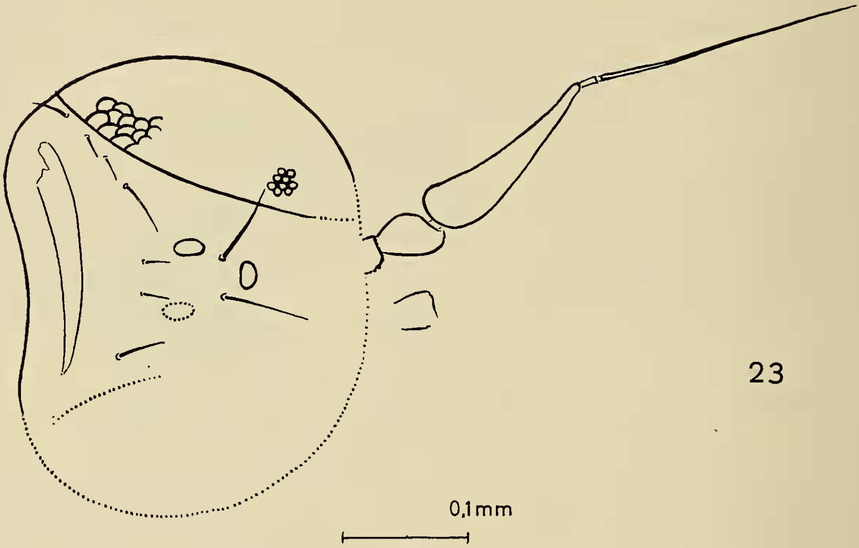


Abb. 21: Flügel von *Microphorites extinctus* n. sp. (Neokom).



Abb. 22: Hinterrand des Flügels von *Microphorites extinctus* n. sp. (Neokom).



23



24

Abb. 23—24: Kopf (23) und Thoraxrücken (24: Schrägaufsicht) von *Microphorites extinctus* n. sp. (Holotypus, Neokom). Maßstab in beiden Abbildungen identisch.

Der Kopf (Abb. 23) ist auf der rechten Seite durch Trübungen verhüllt und auf dem oberen Occiput durch einen schmalen Querspalt aufgerissen. Bei allen rezenten Microphorinae und auch bei *Microphorus rusticus* aus dem Baltischen Bernstein ist etwa in Höhe des vorderen Ozellus oder wenig darüber eine deutliche Frontorbitalborste vorhanden. Davon ist bei *Microphorites* keine Spur zu erkennen. Die Möglichkeit, daß sie abgebrochen und ihre Narbe durch Trübung oder Verschmutzung verhüllt ist, kann ich nicht ausschließen. Für besonders wahrscheinlich halte ich das aber nicht, da beide Ozellarborsten und die feinen Postvertikalborsten erhalten und deutlich zu erkennen sind. Die Fazetten sind in der oberen Augenhälfte deutlich größer als in der unteren wie bei *Microphorus* (nach MELANDER), einschließlich der fossilen Art aus dem Baltischen Bernstein. Bei *Microphorella* und *Parathalassius* sind die Fazetten nach MELANDER dagegen in der oberen Augenhälfte kleiner als in der unteren. Der vordere und untere Augenrand sowie die Mundwerkzeuge sind auch auf der linken Körperseite etwas verschleiert, so daß die Breite der Backen nicht genau festgestellt werden kann. Die Länge des 3. Fühlergliedes und der Arista wird aus der Dorsalansicht (Abb. 2) deutlich. In der Seitenansicht (Abb. 3) erscheint das 3. Fühlerglied perspektivisch verkürzt. Sie zeigt aber, daß dessen Form nicht ganz gleichmäßig kegelförmig ist. Arista deutlich behaart.

Der Thorax ist auf der rechten Körperseite ebenfalls durch Trübungen verschleiert. Das Mesonotum ist ziemlich gleichmäßig von feinen Härchen bedeckt, von denen in Abb. 24 nur einige gezeichnet sind. Die Acrostichalborsten sind in 2 etwas unregelmäßigen Reihen angeordnet, wegen der dunklen Verfärbung des Thoraxrückens aber schwer zu erkennen. Es ist daher möglich, daß in Abb. 24 die eine oder andere Borste übersehen und nicht dargestellt wurde. Mit aller wünschenswerten Deutlichkeit sind auf der linken Seite die Reihe der Dorsozentralborsten und die seitlich von dieser Reihe stehenden Macrochaeten des Thorax zu erkennen. Auf die genaue Darstellung aller dieser Borsten ist in Abb. 25 besonderer Wert gelegt. Hinzuweisen ist auf das Vorhandensein von 3 Notopleuralborsten, die in einer vertikalen Reihe fast genau übereinander angeordnet sind. Auf dem Scutellum sind 2 Borstenpaare vorhanden, von denen das laterale deutlich kürzer und schwächer ist als das apikale. Im übrigen ist das Scutellum nackt.

Die an sich ausgezeichnet erhaltenen Flügel liegen nicht genau in einer Ebene, und der rechte Flügel liegt über dem linken. Es wurden dafür durch Abschleifen verschiedene Ebenen gelegt und die jeweils parallel zu diesen Ebenen liegenden Abschnitte des Flügels einzeln gezeichnet. Die kombinierte Abbildung 21 läßt daher die allgemeine Form des Flügels, die Lage der Queradern, die Länge der Längsaderabschnitte und den Abstand der einzelnen Längsaderabschnitte voneinander mit hinreichender Genauigkeit erkennen.

Mit aller Deutlichkeit ist zu erkennen, daß die Costa den gesamten Flügelrand umzieht wie bei den rezenten Microphorinae. Im Bereich des Flügelstieles ist die Hinterrandbehaarung zwar verlängert. Sie geht aber nur ganz allmählich in die kürzere Behaarung am Hinterrande der Flügelspreite über (Abb. 22). Ein deutlich abgesetzter Saum besonders verlängerter Haare ist am Flügelstiel (in der Alula-Region) also nicht vorhanden. Sc und r_1 sind unmittelbar vor der Mündung nur unbedeutend verblaßt. Von einer Analader (cu_{1b} + 1 a) ist keine Spur vorhanden. Die Anordnung der Microtrichien zeigt in diesem Bereich keinerlei Störung.

Beine ohne Besonderheiten.

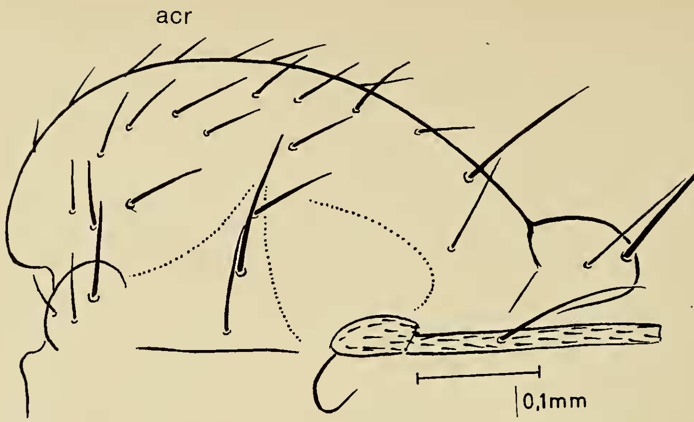


Abb. 25: Thoraxrücken (Seitenansicht) von *Microphorites extinctus* n. sp. (Holotypus, Neokom).

Das Abdomen ist ziemlich stark verschmutzt, so daß die Segmentgrenzen nur an wenigen Stellen ganz undeutlich erkennbar sind. An der linken Seite ist das Abdomen in der proximalen Hälfte aufgerissen, und am Übergang zu den Legrohrsegmenten scheint aus der Dorsalfläche ein Lappen herausgerissen zu sein. Am Ende ist das Abdomen mit den ausgestülpten Legrohrsegmenten gleichmäßig zugespitzt. Keine Spur eines Dornenbesatzes ist erkennbar.

b) *Microphorus rusticus* (Meunier) (Baltischer Bernstein) (Abb. 4, 17, 26—29)

1908 MEUNIER, Ann. Sci. Nat. Zool. Paris (9) 7, p. 105: *Phyllodromia*, Taf. 6, Fig. 12—14: ♂ Fühler, Vordertarsen und Kopulationsapparat.

1927 MELANDER, Genera Ins. 185, p. 266: *Chelipoda* (*Chelipoda*).

Vorliegendes Material:

9 Syntypen MEUNIERs, Bernsteinsammlung der Universität Königsberg (jetzt Göttingen), No. 2970, 3320, 6161, 6807, 7057, 7202, 7765 und 9940: sämtlich ♀♀; No. 8918 ♂ (Lectotypus).

1 ♂ No. 815 in derselben Sammlung.

3 ♀♀ No. 7190 und ohne Nummer, in derselben Sammlung.

Von den Fossilien aus dem Baltischen Bernstein, die MEUNIER in der Gattung *Microphorus* beschrieben, oder die MELANDER (1927) nachträglich in diese Gattung gestellt hat, gehören:

Microphorus putidus Meunier zur Gattung *Oedalea* (Unterfamilie Ocydromiinae), *Holoclera eocenica* Meunier (von MELANDER zu *Microphorus* gestellt) zur Gattung *Rhamphomyia* (Unterfamilie Empidinae).

Dagegen gehört *Phyllodromia rustica* Meunier, eine Art die MELANDER in die Gattung *Chelipoda* stellte, tatsächlich zu *Microphorus*. Alle 9 Syntypen MEUNIERS sind erhalten und dazu noch 4 weitere Exemplare, die MEUNIER (1908) nicht erwähnt. Ich habe den einzigen männlichen Syntypus zum Lectotypus bestimmt.

An der Zugehörigkeit der Art zur Gattung *Microphorus* kann nicht gezweifelt werden. Ausschlaggebend dafür sind die oben (S. 10—11) ausführlich vorgeführten Überlegungen. Aus diesen und aus der Abb. 1 geht auch hervor, daß der Nachweis einer

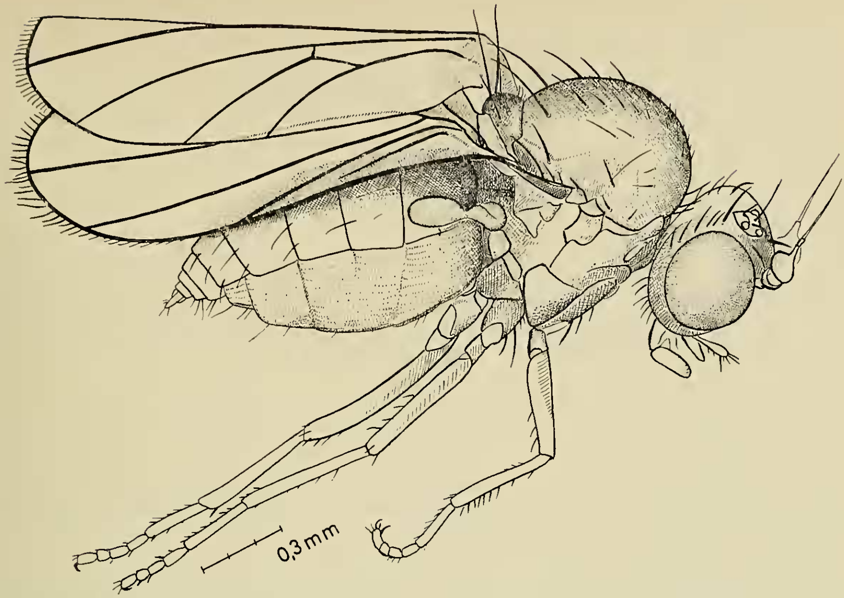


Abb. 26: Habitus des Weibchens von *Microphorus rusticus* (Meunier) (♀ Nr. Z 9940).

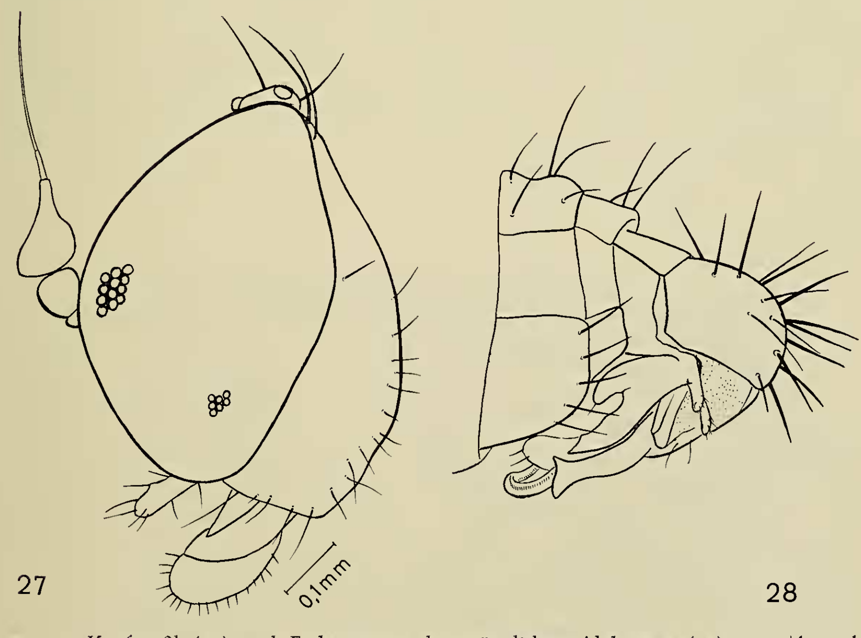


Abb. 27—28: Kopfprofil (27) und Endsegmente des männlichen Abdomens (28) von *Microphorus rusticus* (Meunier) aus dem Baltischen Bernstein (Lectotypus, Nr. Z 8918).

Art der Gattung *Microphorus* in der Bernsteinzeit uns zu der Annahme zwingt, daß zu dieser Zeit auch bereits Vertreter der Gattungsgruppe *Microphorella-Parathalassius* gelebt haben müssen, auch wenn diese bisher noch nicht gefunden worden sind. Schwieriger zu beantworten ist die Frage, ob *Microphorus rusticus* noch in die Stammgruppe der Gattung gehört, oder ob dieses Fossil mit einigen rezenten Arten näher verwandt ist als mit anderen.

Rezente Arten sind bisher nur aus der nearktischen (16 Arten) und paläarktischen (8 Arten) Region bekannt.

Melander revidierte die nordamerikanischen Arten, erörterte die mutmaßliche Entwicklungsrichtung einzelner Merkmale und gab ein Diagramm der „Phylogeny of the American Species of *Microphorus*". Dieses Diagramm entspricht nicht ganz meinem „Argumentationsschema der phylogenetischen Systematik", obwohl es auf den ersten Blick so scheint; denn es enthält z. B. keine Begründung für die angenommene Monophylie der Artengruppe *isommatus - evisceratus - atratus - tacomae - discalis*. Außerdem berücksichtigt Melander einige zweifellos wichtige Merkmale (wie den Bau des weiblichen Legrohres) nicht, und schließlich beeinträchtigt natürlich auch das Fehlen der europäischen Arten die Verwendbarkeit seines Diagrammes für die Beurteilung der Fossilien. Trotzdem dürfte es eine wertvolle Grundlage für die künftige Durcharbeitung der Gattung *Microphorus* im Sinne der phylogenetischen Gattung bilden. Der ausgezeichnete Erhaltungszustand einiger der relativ zahlreichen Fossilien dürfte später die Aufklärung ihrer genauen Stellung im phylogenetischen System der Gattung ermöglichen. Zur Zeit lohnt sich aber nur der Hinweis auf einige Merkmale der fossilen Art.

Nach Melander hätte nur eine kleine Artengruppe (*obscurus, bilineatus*; dazu die europäische Art *anomalus*) die ursprüngliche streng konische Form des 3. Fühlergliedes und die ursprünglich kurze Arista bewahrt. Als abgeleitetes Merkmal besäßen die Männchen dieser Gruppe verbreiterte Hinterbeine. Dieses wohl sicher abgeleitete Merkmal ist bei *Microphorus rusticus* nicht vorhanden. Andererseits aber ist das 3. Fühlerglied bei dieser Art nicht kegelförmig, und die Arista ist lang. Ich bin nicht überzeugt davon, daß diese Merkmale abgeleitet sind, wie Melander meint. Sie können meines Erachtens nicht die Zugehörigkeit der fossilen Art zu einer Teilgruppe der Gattung begründen.

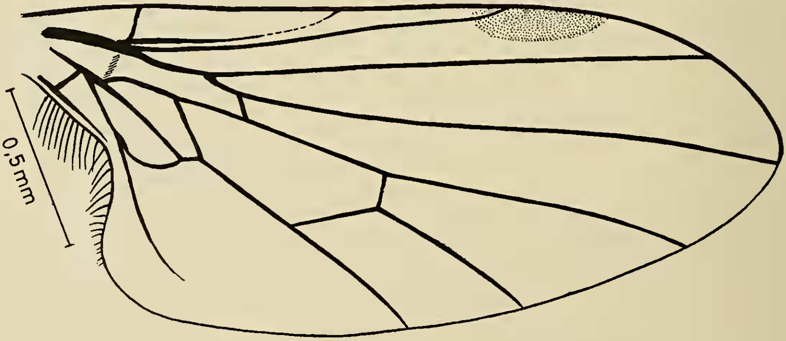


Abb. 29: Flügel von *Microphorus rusticus* (Meunier) aus dem Baltischen Bernstein (Lectotypus, Nr. 8918).

Bei *Microphorus rusticus* sind keine steifen und spezialisierten Borsten am Trochanter der Mittelbeine vorhanden wie bei einer der Artengruppen in MELANDERS Diagramm und wie bei einigen europäischen Arten. Das Fehlen dieser Borsten ist, wie auch MELANDER annimmt, wahrscheinlich ein ursprüngliches Merkmal. Die Acrostichalborsten sind bei *M. rusticus*, ähnlich wie bei der rezenten europäischen *M. velutinus*, in 2 Reihen angeordnet. Das weibliche Legrohr besitzt keine Dornen.

In zweifellos abgeleiteten Merkmalen lassen sich somit keine Übereinstimmungen zwischen *M. rusticus* aus dem Baltischen Bernstein und bestimmten rezenten Arten oder Arten-Gruppen nachweisen. Die Möglichkeit, daß die fossile Art aus dem Baltischen Bernstein noch in die Stammgruppe der Gattung *Microphorus* gehört, ist also nicht auszuschließen. Eine sorgfältige Analyse möglichst aller erkennbaren und deutbaren Merkmale wird später vielleicht eine Entscheidung erlauben.

7. Ein Vertreter der Cyclorrhapha aus der unteren Kreide

Die entscheidenden konstitutiven Merkmale der Cyclorrhapha finden sich im Larvenstadium, in der Verpuppungsweise und in der inneren Anatomie der Imagines. Zwar besitzen die Imagines auch einige äußerlich sichtbare abgeleitete Grundplanmerkmale. Diese kommen aber auch bei verschiedenen anderen Brachyceren-Gruppen, namentlich bei den Empidiformia vor. Es ist daher bei fossilen Imagines aus dem Mesozoikum schwierig, die Zugehörigkeit zu den Cyclorrhapha sicher und theoretisch einwandfrei zu begründen.

Als Schwestergruppe der Cyclorrhapha sind oft die Empidiformia angesehen worden. Es ist aber recht fraglich, ob das zutrifft. Bei den Empidiformia besteht die Fühlergeißel wie bei den (allen?) Asiliformia nur aus 3 Gliedern. Außerdem scheinen im Legrohr des Weibchens Übereinstimmungen zwischen den beiden genannten Gruppen zu bestehen, namentlich im Vorkommen sogenannter Acanthophorite. Diese und andere Merkmale sind bisher leider noch nicht hinreichend genau untersucht. Es ist aber möglich, daß die Empidiformia zusammen mit den Asiliformia eine monophyletische Gruppe (Asilomorpha) bilden, die dann wahrscheinlich als Schwestergruppe der Cyclorrhapha anzusehen wäre.

Da nun der Nachweis der Empidiformia in der untersten Kreide (Neokom) und sehr wahrscheinlich schon im Malm (*Protempis* Ussatchov) gesichert ist, ergibt sich der zwingende Schluß, daß es in diesen Zeiten auch schon Cyclorrhapha gegeben haben muß. Der Fund eines Vertreters dieser Gruppe im Neokom wäre demnach nur die Bestätigung einer ohnedies sicher begründeten Annahme.

Wichtig sind alle Funde in der Kreide und in früheren Formationen aber für die Beantwortung der bisher weitgehend offenen Frage nach dem Alter monophyletischer Teilgruppen der Cyclorrhapha.

Das im Neokom gefundene Fossil (Abb. 30—33) ist leider nur unvollständig erhalten. Die dorsale Wand des Thorax und des Abdomens, die Flügel und die Endsegmente des Abdomens fehlen. Wie eine unmittelbar über den erhaltenen Resten liegende Verwitterungsschicht zeigt, sind sie offenbar durch Verwitterung zerstört worden, ehe das Ganze in einen neuen Harzmantel eingebettet wurde. Verwitterung hat auch die meisten organischen Bestandteile der erhaltenen Reste des Tieres zerstört, so daß im Wesentlichen nur deren Abdrücke im Bernstein erhalten sind. Die Zugehörigkeit des Fossilrestes zu den Cyclorrhapha wird durch dic sehr deutlich

3-gliedrige Arista (Abb. 30) hinreichend bewiesen. Zwar könnte auch die gemeinsame Stammform der Cyclorrhapha und der Empidiformia oder Asilomorpha eine noch 3-gliedrige Arista (4-gliedrige Fühlergeißel) gehabt haben. Es spricht aber viel dafür, daß — selbst wenn das der Fall war — bei dieser Stammform dann das Endglied der Arista nicht die Form einer langen und verhältnismäßig lang behaarten Peitsche gehabt hat, wie sie für die Cyclorrhapha charakteristisch und auch bei der fossilen Art aus dem Neokom vorhanden ist.

Bei der fossilen Art aus dem Neokom hat das deutlich behaarte Endglied der Arista eine leicht wellige Form (Abb. 31, 32). Die Arista erinnert daher sehr an diejenige mancher Arten aus der Gruppe Anthomyzoidea (z. B. Asteiidae, Aulacigastridae). Die Stellung der Arista ist terminal, so wie das für die Stammgruppe der Cyclorrhapha zu erwarten und noch bei verschiedenen relativ ursprünglichen rezenten Cyclorrhapha („Aschiza") der Fall ist.

Besonders charakteristisch und ohne Parallele bei den mir bekannten rezenten Dipteren ist das Vorhandensein von 2 Paar gleichlangen und gleichkräftigen Ozellarborsten (Abb. 31) auf dem stark vorgewölbten Ozellenhöcker. Außerdem sind nur noch am Scheitel 3 Borstenpaare vorhanden. Interessant ist das völlige Fehlen von Frontorbitalborsten, falls nicht eine der 3 Borsten als nach oben verschobene Frontorbitalborste zu deuten ist. Jeder Versuch, die vorhandenen Borsten zu deuten, wäre aber zur Zeit sinnlos. Immerhin sei daran erinnert, daß von manchen Autoren (z. B. Hendel) Herkunft der divergierenden Postvertikalborsten der Schizophora aus einem Paar von Ozellarborsten angenommen worden ist.

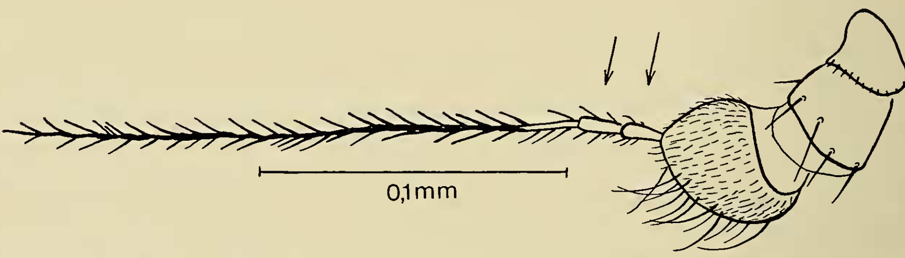


Abb. 30: Cyclorrhapha. Rechter Fühler (von der Dorsalseite her gesehen) der fossilen Art aus der unteren Kreide.

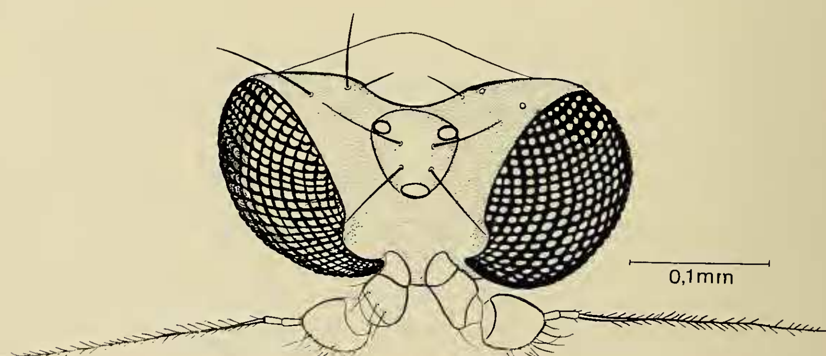


Abb. 31: Cyclorrhapha. Kopf (Stirnansicht) der fossilen Art aus der unteren Kreide.

Die Aufsicht auf die Stirn zeigt über den Fühlern ein schwach bogenartig begrenztes Feld, das an die Lunula der Schizophora erinnert. Untersuchung im Durchlicht läßt aber klar erkennen, daß hier keine Ptilinalnaht vorhanden ist.

Merkliche Größenunterschiede zwischen den Fazetten verschiedener Bezirke der Komplexaugen sind nicht vorhanden. Die Fühler stehen dicht nebeneinander.

Unterhalb der Fühler ist die Praefrons gleichmäßig sklerotisiert. Ihre Oberhälfte steht vertikal; die untere Hälfte ist in Form eines sehr flachgewölbten Schildes vorgezogen (Abb. 32). In der Mitte seines Vorderrandes befindet sich ein leichter Vorsprung, der möglicherweise mit dem etwas tiefer liegenden Clypeus in Verbindung steht. Eine membranöse Zone zwischen Praefrons und Clypeus (wie etwa bei den Acalyptratae) ist nicht zu erkennen. Weder Backenrandborsten noch Vibrissen sind vorhanden.

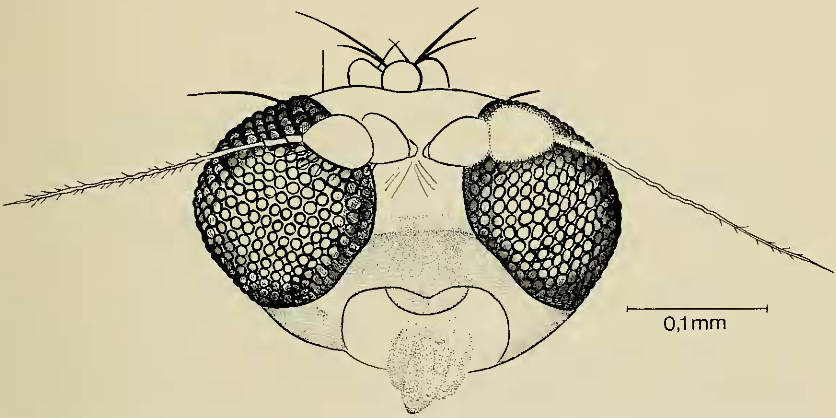


Abb. 32: Cyclorrhapha. Kopf (von vorn gesehen) der fossilen Art aus der unteren Kreide.

Der Rüssel ist in die Praeoralhöhle der Kopfkapsel eingezogen. Dieses charakteristische abgeleitete Merkmal kommt, abgesehen von den Cyclorrhapha, vor allem auch bei allen Empidiformia vor. Die Zugehörigkeit des Fossils zu dieser Gruppe wird aber, wie oben gesagt, durch den Bau der Fühler ausgeschlossen. Der Bau des Rüssels ist leider nicht klar zu erkennen; nur, daß er kurz gewesen sein muß, läßt sich mit Sicherheit sagen. Die Frage, ob das Fossil zu einer Teilgruppe der Cyclorrhapha gehören könnte, läßt sich nicht beantworten, vor allem deshalb, weil die Flügel fehlen. Das Fehlen eines Ptilinums und einer Ptilinalnaht ist ein plesiomorphes Merkmal. Es darf nicht dazu verführen, das Fossil zu den „Aschiza" zu stellen. Die rezenten „Aschiza" sind überdies wahrscheinlich eine paraphyletische Gruppe.

Namentlich für viele Phoroidea sind die kräftigen und stark bedornten Beine charakteristisch. Im Vergleich mit ihnen und mit den Lonchopteridae sind die Beine des Fossils aus der unteren Kreide zart gebaut und nur schwach, aber ausgiebig beborstet. Mindestens gilt das für die Hintertibien (Abb. 33). Die übrigen Beine

sind zwar erhalten, aber so stark mazeriert, daß nur das Fehlen kräftiger Dornen festgestellt werden kann.

Nach alledem kann die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß das Fossil noch in die Stammgruppe der Cyclorrhapha gehört. Zugehörigkeit zu irgendeiner monophyletischen rezenten Teilgruppe läßt sich nicht nachweisen. Ich halte es nicht für wahrscheinlich, daß die fossile Art in die direkte Vorfahrenreihe irgendwelcher rezenter Cyclorrhapha gehört. Die Körperlänge des Tieres dürfte 1 mm nicht oder nur sehr geringfügig übertroffen haben. Wahrscheinlich stammen die rezenten Cyclorrhapha nicht von einer so kleinen Stammart ab. Die bisher schon recht zahlreichen Insektenfunde aus der unteren Kreide des Libanon stammen alle aus einer relativ geringen Menge von Bernstein-Harz. Die Hoffnung, daß umfangreichere Aufsammlungen auch weitere Cyclorrhapha zu Tage fördern werden, ist daher durchaus berechtigt.

Das beschriebene Fossil befindet sich im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart unter der Sammlungsnummer C 54/1.

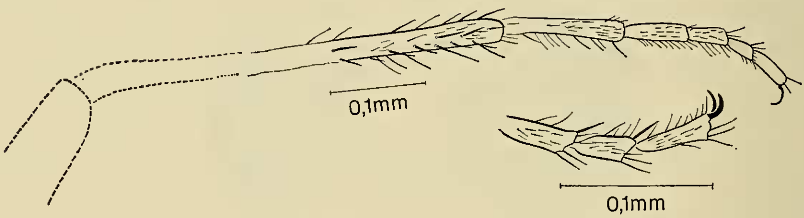


Abb. 33: Cyclorrhapha. Linkes Hinterbein (oben) und Endglieder der Tarsen des rechten Mittelbeines (unten) der fossilen Art aus der unteren Kreide. Beim linken Hinterbein sind Femur und Proximalhälfte der Tibia so stark mazeriert, daß die genaue Länge der Tibia nicht aus der Abbildung abgelesen werden kann.

Zusammenfassung

1. Bei den Microphorinae sind die Gattung *Microphorus* und die Gattungsgruppe *Microphorella-Parathalassius* wahrscheinlich monophyletische Gruppen. Die Frage, ob sie als Schwestergruppen anzusehen sind, hängt von der Deutung der Dolichopodidae ab.
2. Die Frage, ob die Dolichopodidae als Schwestergruppe der Gattungsgruppe *Microphorella-Parathalassius* anzusehen sind, muß noch durch eine sorgfältige morphologische Untersuchung der Dolichopodidae geprüft werden.
3. *Microphorites extinctus* aus der unteren Kreide (Neokom) des Libanon wird beschrieben. Die Art gehört wahrscheinlich in die Stammgruppe der Microphorinae oder der Microphorinae + Dolichopodidae, hat selbst aber keine Nachkommen in der rezenten Fauna.

4. Die Tatsache, daß Dolichopodidae im Mesozoikum nicht nachgewiesen sind, während sie im Baltischen Bernstein sehr häufig vorkommen, beruht möglicherweise darauf, daß sie erst nach der unteren Kreidezeit entstanden sind.
5. *Microphorus rusticus* (Meunier), beschrieben in der Gattung *Phyllodromia*, ist die einzige aus dem Baltischen Bernstein beschriebene Art, die zu den Microphorinae gehört. Möglicherweise gehört sie noch in die Stammgruppe der Gattung *Microphorus*.
6. Die übrigen von früheren Autoren zu den Microphorinae gestellten Arten aus dem Baltischen Bernstein gehören zu anderen Unterfamilien der Empididae.
7. Ein leider nur unvollständig erhaltenes Fossil aus der unteren Kreide (Neokom) ist der älteste bisher bekannte Vertreter der Cyclorrhapha. Einer bestimmten monophyletischen Teilgruppe läßt es sich nicht zuordnen.

Literatur

Bährmann, R. (1960): Vergleichend-morphologische Untersuchungen der männlichen Kopulationsorgane bei Empididen. — Beitr. Ent. 10, p. 485—540.

— (1966): Das Hypopygium von *Dolichopus* Latreille unter besonderer Berücksichtigung der Muskulatur und der Torsion (Diptera: Dolichopodidae). — Beitr. Ent. 16: 61—72.

Buchmann, W. (1961): Die Genitalanhänge mitteleuropäischer Dolichopodidae. — Zoologica 39, Heft 110, p. 1—51, Stuttgart.

Colless, D. H. (1963): An Australian species of *Microphorella* (Diptera: Empididae) with notes on the phylogenetic significance of the genus. — Proc. Linn. Soc. N. S. Wales 88, p. 320—323.

Collin, J. E. (1961): British Flies VI. Empididae, 782 pp., Cambridge.

Cregan, M. B. (1941): Generic relationships of the Dolichopodidae (Diptera) based on a study of the mouth parts. — Illinois Biol. Monogr. 18, no. 1, p. 1—68.

Downes, J. A. (1969): The swarming and mating flight of Diptera. — Ann. Rev. Ent. 14, p. 271—298.

Downes, J. A. & Smith, S. M. (1969): New or little known feeding habits in Empididae (Diptera). — Canad. Ent. 101, p. 404—408.

Engel, E. O. (1938—1956): 28. Empididae in E. Lindner, Die Fliegen der paläarktischen Region, Band IV, 4, p. 1—639, Stuttgart.

Hennig, W. (1970): Insektenfossilien aus der unteren Kreide II. Empididae (Diptera, Brachycera). — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 214, p. 1—12.

Laurence, B. R. (1948): Observations on *Microphorus crassipes* Macq. (Dipt., Empididae). — Ent. Mo. Mag. 84, p. 282—283.

— (1953): On the feeding habits of *Clinocera* (*Wiedemannia*) *bistigma* Curtis. — Proc. Roy. Ent. Soc. London (A) 28, p. 139—141.

Krystoph, H. (1961): Vergleichend-morphologische Untersuchungen an den Mundteilen bei Empididen. — Beitr. Ent. 11, p. 824—872.

McAlpine, J. F. & Munroe, D. D. (1968): Swarming of Lonchaeid flies and other insects, with descriptions of four new species of Lonchaeidae. — Canad. Ent. 100, p. 1154—1178.

Melander, A. L. (1927): Fam. Empididae. — Genera Ins. 185, p. 1—434, Tervueren.

— (1940): The dipterous genus *Microphorus* I. Phylogeny, II. Taxonomy. — The Pan-Pacific Entomologist 16, p. 5—11, 59—69.

— (1965): Family Empididae, in: Stone et alii, A Catalog of the Diptera of America North of Mexico. — U.S. Dept. Agric., Agric. Handbook No. 276, p. 446—481.

Meunier, F. (1908): Monographie des Empidae de l'ambre de la Baltique et catalogue bibliographique complet sur les diptères fossiles de cette résine. — Ann. Sci. Nat. Zool. 7, no. 2 et 3, p. 81—135.

Schlee, D. (1970): Insektenfossilien aus der unteren Kreide 1. Verwandtschaftsforschung an fossilen und rezenten Aleyrodina (Insecta, Hemiptera). — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 213, p. 1—72.

Schlee, D. & Dietrich, H. G. (1970): Insektenführender Bernstein aus der Unterkreide des Libanon. — Neues Jahrb. Geol. Paläont., Monatsh. 1970, p. 40—50.

Ulrich, H. (1971): Zur Skelett- und Muskelanatomie des Thorax der Dolichopodiden und Empididen (Diptera). — Veröff. zool. Staatssamml. München 15, p. 1—44.

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3